Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (ČSR.)

Amphibia (Urodela)

Fossile Urodelen aus dem Miozän des Wiener Beckens und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung

Von Wolf Herre, Kiel

Mit 6 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 19. November 1955)

I. Einleitung.

Reste fossiler Urodelen gehören zu paläontologischen Seltenheiten. Noch 1920 konnte Abel der Überzeugung Ausdruck geben, daß das bis dahin geborgene Fundgut dieser Tiergruppe für Vorstellungen über ihre Stammesgeschichte bedeutungslos sei. Die letzten Jahre brachten nun überraschende Neufunde. Diese lehrten, daß bereits im Paleozän alle rezenten Unterordnungen der Urodelen lebten und daß die Verbreitungsgebiete vieler Urodelen in erdgeschichtlicher Vergangenheit viel ausgedehnter waren als heute (Herre 1950). Durch diese neuen Funde wurde es möglich, einige Probleme der Phylogenie der Schwanzlurche in ein schärferes Licht zu rücken und zu der noch weiter gespannten Frage der Entwicklung der Amphibien überhaupt bemerkenswerte Gesichtspunkte beizusteuern.

Allgemein anerkannt ist in der Zoologie, daß die zu so hoher Vervollkommnung entwickelten Landwirbeltiere aus wasserbewohnenden Wirbeltieren hervorgingen, welche unter dem Oberbegriff „Fische“ zusammengefaßt werden. Als Tierklasse, welche modellartig den Übergang vom Wasser- zum Landleben zeigt, gelten die Amphibien. Die zoologische Systematik faßte als Amphibien die ausgestorbenen Stegocephalen, die rezent tropischen Gymnophionen, die vorwiegend auf der nördlichen Halbkugel vorkommenden Urodelen und die weitverbreiteten Anuren zusammen und betrachtete diese Ordnungen als eine stammesgeschichtliche Einheit. Es kommen jedoch immer stärkere Zweifel darüber auf, ob

die Amphibien wirklich einen natürlichen Verwandtschaftskreis darstellen oder ob es sich bei der Bezeichnung Amphibien nicht mehr um einen ökologischen Begriff handelt. Als ich (Herre 1935) solche Zweifel anmeldete und den Gedanken erwog, ob nicht eine polyphyletische Entstehung der Amphibien wahrscheinlicher sei, war diese Auffassung vereinzelt. Inzwischen hat sie schon allgemeinere Beachtung gefunden. Es ist bemerkenswert, daß Remane (1954) aussagt, Frösche und Reptilien seien näher miteinander verwandt als Frösche und Molche.

Trotzdem ist eine endgültige Beantwortung dieses Problems nicht leicht, da paläontologische Belege zur Stützung der Ansichten noch fehlen und der in der allgemeinen Biologie so bedeutsame Fragenkreis der Parallelentwicklungen auch in diesem Falle nicht beurteilt werden kann. Wird die Auffassung vertreten, daß phylogenetisch entscheidende Neubildungen monophyletischen Ursprungs sind, so ist der Hinweis von Remane (1954) auf die Übereinstimmung im Extremitätenbau innerhalb aller Wirbeltiere oder den Bau der Ohrregion des Schädels für die Einheitlichkeit auch der Amphibien anzuführen. Da aber sehr bemerkenswerte Parallelbildungen im Tierreich bekannt wurden, kann das Problem durchaus noch nicht als entschieden bezeichnet werden, zumal innerhalb der Amphibien manche tiefgreifende Verschiedenheiten nicht übersehen werden dürfen. Zu diesen gehört der Bautyp der Wirbel. Es werden unterschieden: 1. lepospondyle oder Hülsenwirbel, bei denen, wie Laurinat (1955) jüngst bestätigte, eine Knochenhülse die Grundlage des Wirbelkörpers bildet, die nicht knorpelig vorgebildet ist, und 2. der embolomere Typ, dessen Wirbelkörper aus 2 Teilstücken entsteht, die knorpelig präformiert sind. Urodelen und Gymnophionen haben Wirbel des ersten Typs, die Anuren solche des zweiten. Nach diesem Merkmal können aber allgemein zwei große Tetrapodenstämme unterschieden werden, die *Urodelomorpha* und die *Eutetrapoda*, welche bereits innerhalb „der" Amphibien beginnen (Remane 1954). Beide Stämme sollen nahe der devonischen *Ichthyostegidae*, einer Stegocephalengruppe, zusammenfließen, aber diese Vorstellungen lassen sich paläontologisch durchaus noch nicht sicher begründen (Romer 1947). Zur Klärung auch dieser Fragen sind paläontologische Nachweise der verschiedenen Amphibienordnungen notwendig.

Unklar ist aber auch die Stammesgeschichte innerhalb der *Urodelomorpha* selbst. Die *Lepospondyli* unter den Stegocephalen werden als Stammgruppe aufgefaßt. Gymnophionen sind bislang fossil unbekannt; eine Angabe von Brunner (1954) über ein tertiäres Vorkommen in Mitteleuropa ist nicht überzeugend. Die

Lepospondylia treten im Karbon auf. Das in diese Gruppe gestellte Tier *Lysorophus tricarinatus* Cope 1876 aus dem Perm spielt bei vielen Erörterungen eine Rolle, da es der Stammform der *Urodelomorpha* ähnlich sein soll. Romer (1947) spricht es als Ahn der Gymnophionen an. Aber auch diese Meinung ist noch nicht sicher begründet.

Angesichts der zeitlichen Datierung der Stammgruppe ist entscheidend, daß zwei fossile Amphibiengattungen aus dem Karbon beschrieben wurden: *Cocytinus gyrinoides* Cope 1876 und *Erierpeton branchialis* Moodie 1916, die den Urodelen zugeordnet werden können, obgleich die Erhaltung der Reste schlecht ist und weitere Aussagen nicht möglich sind. Schon Moodie (1916) hat betont, daß diese Nachweise für die Vorstellungen über die Phylogenie der Schwanzlurche allgemein bedeutungsvoll sind. Das gleiche gilt für andere mesozoische Urodelenreste. Aus der Kreide Europas ist bekannt: *Hylaeobatrachus croyi* Dollo 1884, der wahrscheinlich zu den Grottenolmen, also hochentwickelten *Salamandroidea*, Beziehungen hat. In der Kreide Nordamerikas wurden ebenfalls Urodelenreste gefunden. Cope (1876) begründete auf Wirbeln die Gattungen *Scapherpeton* und *Hemitrypus*, die er zu den *Ambystomatoidea* stellte. Leider sind seine Beschreibungen recht unzulänglich. Außerdem hat v. Huene (1947) aus dem Dogger *Boomgardia salamandriformis* beschrieben. Leider mußte ich (Herre 1950) bei einer Nachprüfung erkennen, daß es sich um die Reste eines kleinen Gliedertieres handelte. v. Huene hat die Berechtigung meines Einspruches anerkannt.

Es ergibt sich also: Vortertiäre Urodelenreste bezeugen nur die Existenz dieser Ordnung bis in recht hohes erdgeschichtliches Alter zurück, zur Stammesgeschichte im einzelnen sagen sie aber nichts aus. Trotzdem sind sie von Bedeutung, weil noch Bolkay (1927) meinte, daß die Entfaltung der Schwanzlurche erst im Tertiär vor sich gegangen sei. Dies wird nun im Hinblick auf das hohe erdgeschichtliche Alter von Urodelenresten unwahrscheinlich. Es ist vielmehr zu vermuten, daß bereits in vortertiären Epochen die Entfaltung der Schwanzlurche im wesentlichen abgeschlossen wurde, was sich durch die tertiären Schwanzlurchreste auch immer wieder bestätigt.

II. Neufunde vom Rande des Wiener Beckens.

In einer miozänen Spaltenfüllung am Rande des Wiener Beckens bei Neudorf, Thebner Kogel, bargen Dipl.-Ing. Bruno Zapfe (†) und Prof. Dr. H. Zapfe auch Schwanzlurchreste. Es

handelt sich um einen Schädelrest, Schulterblätter und Wirbel von zwei bereits beschriebenen und zwei neuen Arten. Zunächst das Material bekannter Arten:

Salamandra broilii Schlosser 1922.

4 Rumpfwirbel, 4 Schwanzwirbel sowie 2 Schulterblätter sind dieser aus dem Oligozän/Miozän Süddeutschlands bislang bekannten großen Salamanderart zuzuordnen. Die Wirbelkörperlänge der Rumpfwirbel schwankt im vorliegenden Material zwischen 5,7—7,1 mm, die hintere Wirbelhöhe zwischen 4,6—4,8 mm, die Breite der Querfortsätze zwischen 6,7—6,9 mm. Die Gestalt der Wirbel aus dem Wiener Becken weicht von den bisher beschriebenen nicht ab. Es sind typisch opisthocoele Wirbel mit breitem,

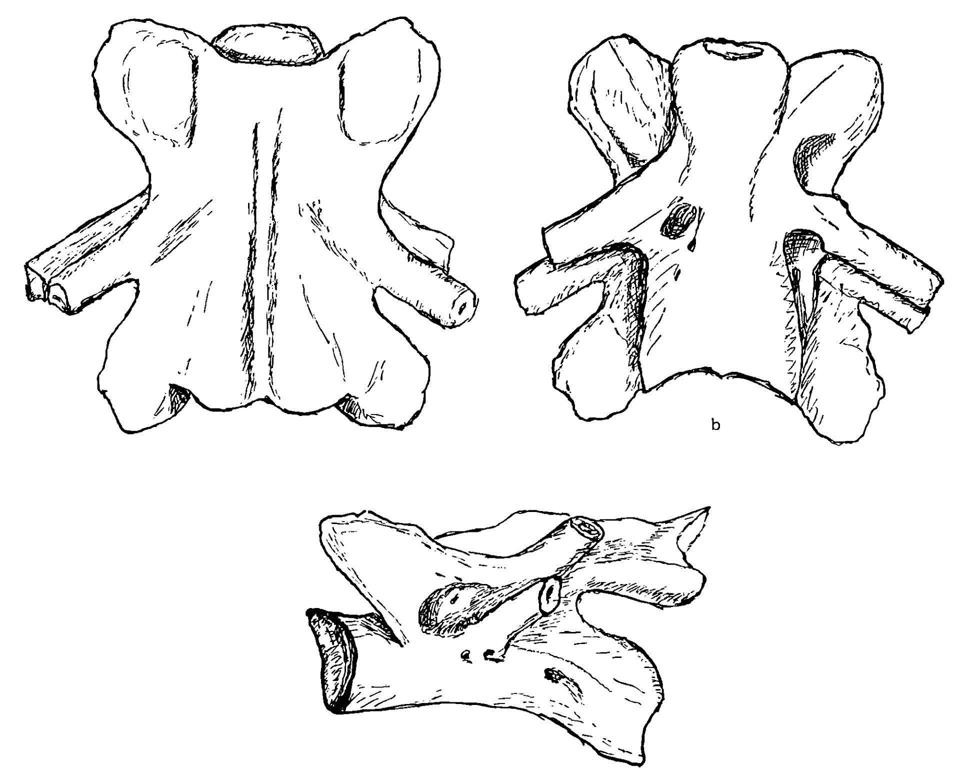


Abb. 1. *Salamandra broilii* Schlosser. Rumpfwirbel (Fund Nr. 7, Spalte von Neudorf). a von oben; b von unten; c seitlich.

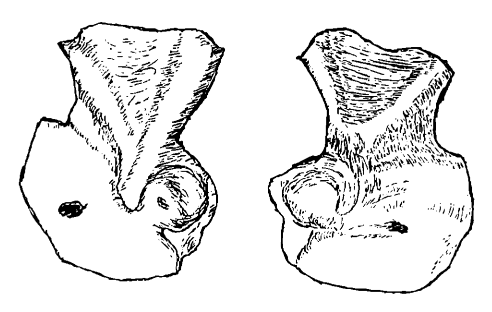


Abb. 2. *Salamandra broilii* Schlosser. Schulterblätter (Fund Nr. 20, 22, Spalte von Neudorf).

flachem Wirbelbogen, der kaudal wenig ansteigt (Abb. 1). Ein 1. Schwanzwirbel von 6,4 mm Körperlänge, 4,8 mm Höhe und 7,0 mm Querfortsatzbreite verdient Erwähnung; er trägt am opisthocoelen Wirbelkörper niedere, kaudal sich vergrößernde Hämapophysen. Die Schulterblätter (Abb. 2) sind derbknochig und haben deutliche Muskelcristae. Der Nachweis dieser Art am Rande des Wiener Beckens zeigt, daß ihr Verbreitungsgebiet räumlich und zeitlich weiter gespannt war, als bisher angenommen werden durfte.

Voigtiella ludwigi Herre 1949.

Auch von dieser bisher sehr seltenen Art befand sich ein Rumpfwirbel unter dem Material. Seine Maße: Wirbelkörperlänge 5,1 mm, Höhe 5,3 mm, Querfortsatzbreite 7,0 mm. Es ist ein quadratischer, opisthocoeler Wirbel mit ziemlich senkrecht abstehenden Querfortsätzen (Abb. 3). Er weist alle Kennzeichen der Art auf. Nachdem die ausführliche Beschreibung der Gestalt der Urodelenwirbel von Laurinat (1955) vorliegt, ist die Bewertung seiner Eigenarten erleichtert. Der allgemeine Bautyp weist diesen Wirbel wegen seines flach ansteigenden Neuralbogens bei Opisthocoelie den Salamandern zu, aber die deutlich ausgebildete Neuralcrista zeigt Anklänge an die Wassermolche. Ich möchte diese Form daher als eine Zwischenform der genannten Gruppen ansprechen. Das neue Fundstück trägt somit zur Bewertung dieser Art entscheidend bei.

Zu neuen Arten gehören folgende Reste:

Bargmannia wettsteini nov. gen. nov. spec.

Noch viel bedeutsamer ist diese neue Art. Es liegen von ihr vor: 1 Schädelrest, 2 Atlaswirbel, 7 Rumpfwirbel, 6 Schwanz-

wirbel. Die Körperlänge der Rumpfwirbel schwankt zwischen 3,3—4,1 mm, die hintere Höhe (vom unteren Körperrand bis zur Oberkante des Neuralbogens) von 2,5—3,4 mm, die Breite der Querfortsätze zwischen 4,4—4,6 mm. Die Rumpfwirbel sind also recht zierlich und langgestreckt (Abb. 4). Ihr Wirbelkörper ist tief amphicoel, stark eingeschnürt, der Wirbelbogen sitzt flach auf und

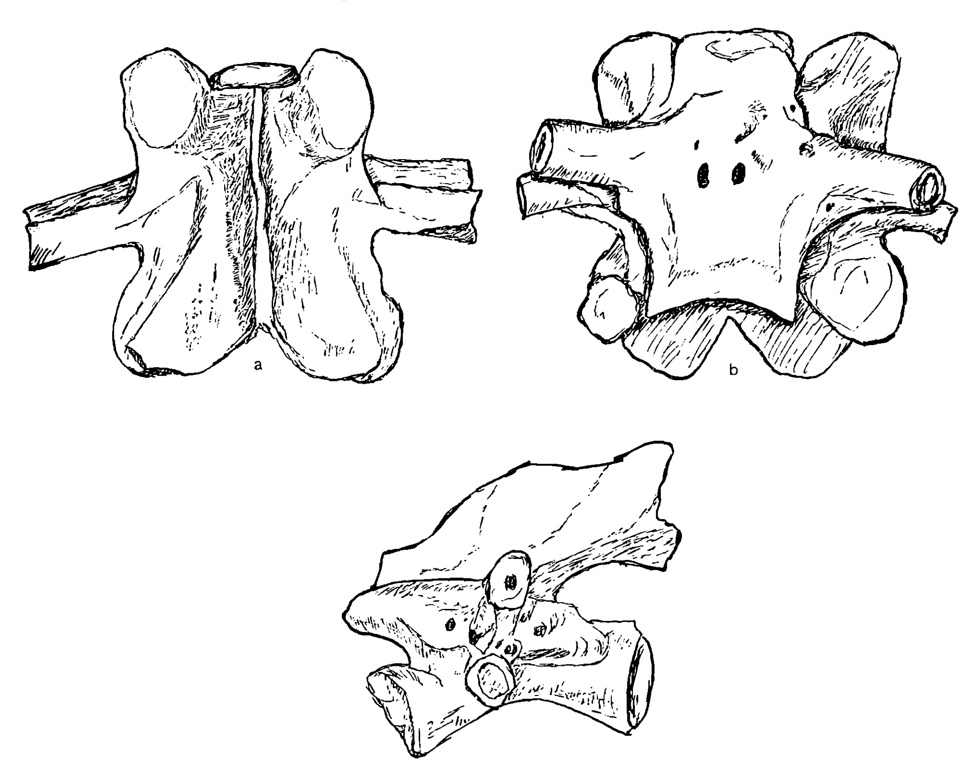


Abb. 3. *Voigtiella ludwigi* Herre. Rumpfwirbel (Fund Nr. 5, Spalte von Neudorf). a von oben; b von unten; c seitlich.

steigt kaudal recht stark an; er läuft median in 2 Zipfel aus, die sich wohl knorpelig fortsetzten. Eine Neuralcrista fehlt. Die Querfortsätze sind schlanke, schräg nach hinten gerichtete Knochenstäbe, untereinander durch eine Knochenplatte verbunden. Besonders bemerkenswert sind Knochenbildungen auf der Ventralseite des Wirbelkörpers. An allen Rumpfwirbeln befinden sich Hypapophysen; am Kranialende sind sie paarig, schräg nach vorn gerichtet, zum Teil ragen sie erheblich über das Kranialende hinaus.

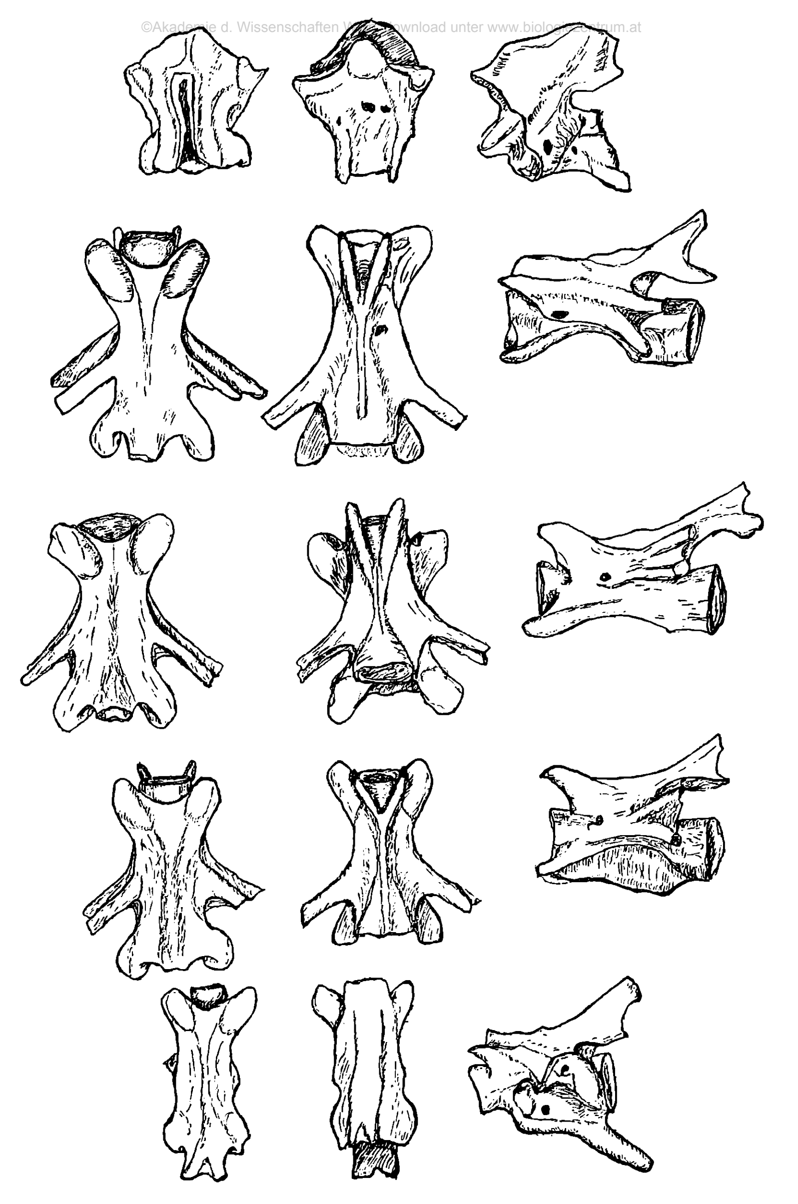


Abb. 4. *Bargmannia wettsteini* Herre. Obere Reihe Atlas (Fund Nr. 15, Spalte von Neudorf). Darunter Rumpfwirbel (Fund Nr. 16, 1, 17, Spalte von Neudorf). Untere Reihe Schwanzwirbel (Fund Nr. 14, Spalte von Neudorf). Links: Aufsicht, Mitte: von unten, rechts: seitlich.

Bei einigen Wirbeln, wahrscheinlich solchen der kaudalen Rumpfregion, schiebt sich zwischen diese paarigen Hypapophysen median noch eine unpaare Knochenplatte.

Amphicoele Wirbel mit flachem, kaudal durch ein kräftiges Supradorsale stark ansteigendem Wirbelbogen kommen unter den Urodelen nur bei Hynobiiden und Ambystomen vor. Nur Ambystomen haben kranial paarige Hypapophysen, wie die Studien von Laurinat (1955) zeigten. Sie haben eine funktionelle Bedeutung als Muskelansatzstellen. Das gleiche gilt für die medianen, unpaaren Knochenlamellen, die unter rezenten Schwanzlurchen bei besonders muskelstarken Tieren vorkommen. Sie finden sich bei großen Wasserbewohnern, welche kräftige Bewegungen ausführen, wie *Amphiuma* und *Proteus*, aber auch bei kleinen, landbewohnenden Plethodontiern. Aus ihrem Vorkommen bei den neuen fossilen Wirbeln ist der Schluß berechtigt, daß es sich um muskelstarke Tiere handelt. Die übrigen Eigenarten aber weisen die Reste sicher in die Reihe der *Ambystomatoidea*!

Die Atlaswirbel (Abb. 4) fügen sich dieser Deutung ein. Auch ihre Gestalt zeigt starke Anklänge an die bei Ambystomen üblichen Formen. Das Wirbelkörperende ist kaudal tief amphicoel, paarige Hypaphophysen sitzen ihm kaudal an, wie bei den rezenten Ambystomen. Zwischen den beiden vorderen Gelenkflächen ist ein mächtiger Zahnfortsatz zu erkennen. Der Wirbelbogen hängt kranial etwas über; er überragt so den Zahnfortsatz. Die obere Wirbelkante verläuft ziemlich gerade. In ihrer Medianen bezeugt eine breite Vertiefung, daß beim lebenden Tier eine mächtige Knorpelleiste aufsaß; dies ist vor allem bei jungen Tieren auffällig. Zur Mitte verjüngt sich der Wirbelkörper, er geht kaudal in die nicht sehr breit gestellten Zygapophysen über. Die Maße: Wirbelkörperlänge 2,7—2,8 mm, Gesamthöhe 3,6—3,7 mm.

Die Schwanzwirbel haben folgende Maße: Wirbelkörperlänge 2,8—3,2 mm, hintere Gesamthöhe 3,7—5,0 mm. Auch bei ihnen ist der Wirbelkörper tief amphicoel. Ein vorn flacher, kaudal sehr stark ansteigender Wirbelbogen sitzt auf, der ebenfalls zweizipflig endet. Wie bei den rezenten Ambystomen allgemein ragen die Hämapophysen als schlanke, stabähnliche Knochen kaudal weit über den Wirbelkörper hinaus; Querfortsätze fehlen.

Das Schädelbruchstück ist ungünstig erhalten (Abb. 5). Nur wenige Maße können genommen werden; sie sind wenig kennzeichnend. Außenabstand der Kondylen 3,3 mm, Länge der Parietalia 3,5 mm. Die Kondylen ragen ziemlich weit hervor, das Foramen ist recht groß, die kaudale Begrenzung der Regio otica leicht bogig nach vorn geschwungen. Seitlich sind die Gehörblasen zerstört,

sie waren aber nicht sehr groß. Da die ventrale Begrenzung der ovalen Fenster erhalten ist, kann ausgesagt werden, daß diese lateral gerichtet waren. Von den Knochen der Schädeloberseite sind die Parietalia erhalten, in deren kaudalem Anteil deutliche Muskelrinnen bemerkenswert sind, welche auf eine kräftige Kopfmuskulatur weisen. Auf der Ventralseite ist das Parabasale noch bestimmend, ein leicht keulig geformter Knochen, auf dessen Kaudalende querverlaufende Muskelleisten ebenfalls auf kräftige Muskulatur weisen.

Werden diese Befunde mit den Erhebungen an rezenten Urodelenschädeln in Verbindung gebracht, so ergibt sich ebenfalls,

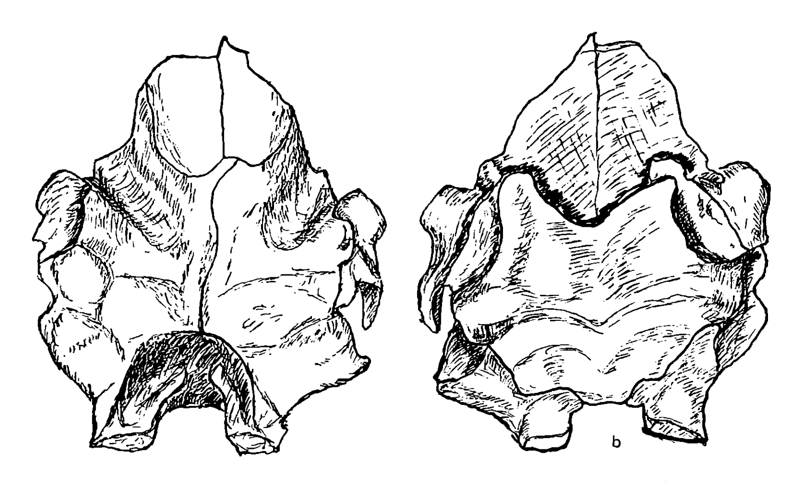


Abb. 5. *Bargmannia wettsteini* Herre. Schädelbruchstück (Fund Nr. 21, Spalte von Neudorf). a von oben; b von unten.

daß die meiste Ähnlichkeit mit Hynobiiden und primitiven Ambystomen besteht. Auch bei diesen sind die Gehörblasen klein, die ovalen Fenster seitwärts gerichtet und die Kondylen ragen weit vor. Alles in allem läßt sich dieser fossile Schädelrest einem primitiven Ambystomen am besten zuordnen. Der weit nach vorn ragende Wirbelbogen des Atlas steht mit dem Bau des Foramens im Einklang, und die kräftigen Muskeleindrücke am Schädel weisen ebenso wie die kräftigen Hypapophysen auf die allgemein sehr mächtige Muskulatur des Tieres.

Die gestaltlichen Besonderheiten verbieten die Zuordnung der Reste zu einer rezenten Gattung der *Ambystomatoidea.* Daher sei

ein neues Genus *Bargmannia* aufgestellt[1]. Kennzeichen: Derber Schädel mit relativ kleinen Gehörblasen und seitlich gerichteten Fenestrae ovales, tief amphicoele Wirbel mit kaudal stark ansteigendem, zweizipflig endendem Wirbelbogen und paarigen Hypapophysen am Kranialende, oft auch noch mediane Hypapophysen. Als Typus der Gattung gilt die beschriebene Art *wettsteini* nov. spec.[2].

Bargmannia wettsteini war ein annähernd 10 cm langer primitiver Ambystomatide, dessen kräftige Muskelentwicklung ich mit einem Leben in strömenden Gewässern in Zusammenhang bringen möchte.

Triturus röhrsi nov. spec.

1 Atlaswirbel, 5 Rumpfwirbel und 1 Schwanzwirbel gehören zu einem völlig anderen Wirbeltyp.

Zunächst die Rumpfwirbel (Abb. 6): Wirbelkörperlänge 2,5 bis 2,7 mm, hintere Wirbelhöhe 2,0—2,4 mm, Breite der Querfortsätze 2,9—3,3 mm. Sie sind deutlich opisthocoel; der Wirbelbogen ist vorn höher gewölbt, er steigt kaudal nicht stark an. Eine breite Crista sitzt dem Wirbelbogen auf, die am Wirbelende eingekerbt ist. Die ziemlich dicken Querfortsätze sind eng aneinander gelagert, der obere ist mit dem Wirbelbogen durch Knochenplatten verbunden. So entsteht das Bild einer breiten Wirbeldachfläche. Auch die untere Wirbelansicht wirkt flächig, da die unteren Querfortsätze mit dem Wirbelkörper durch Knochenbalken verstrebt sind.

Der Atlas, 2,9 mm lang und 3,3 mm hoch, hat einen kranial breiten Körper. Der Zahnfortsatz ist ebenfalls breit, in der Medianen etwas eingekerbt. Der Wirbelbogen ist kranial bogig eingebuchtet, neigt sich kranial nicht der Vorderkante des Zahnfortsatzes zu, sondern ist ziemlich senkrecht begrenzt. Das Dach steigt nach hinten steil an. Das Kaudalende ist etwas eingekerbt. In der Mittelregion des Atlasbogendaches fehlen irgendwelche Vertiefungen, welche auf das Vorhandensein von Knorpel beim lebenden Tier deuten. Die Postzygapophysen laden breit aus.

Am überlieferten Schwanzwirbel ist der Hämalbogen abgebrochen. Der Wirbelkörper ist 2,5 mm lang. Ihm sitzt ein hochgewölbter Neuralbogen mit hoher, plattenförmiger Crista auf. An Stelle der Querfortsätze befinden sich plattenförmige Vorsprünge, die ineinander verfließend eine E-artige Figur bilden.

[1] Die Gattung ist zu Ehren des Anatomen Prof. Dr. Wolfgang Bargmann, Kiel, benannt.

[2] Benannt zu Ehren von Prof. Dr. Otto v. Wettstein, Wien.

Alle diese gestaltlichen Kennzeichen machen die systematische Zuordnung eindeutig: Es handelt sich um Wirbel einer *Triturus*-Art, um einen kleinen Wassermolch von annähernd 5 cm Körperlänge, wohl ähnlich dem kleinen rezenten *Triturus italicus* (P e r a c c a). Bei den rezenten *Triturus*-Arten entsprechender Wirbelgröße ist jedoch die Neuralcrista höher, ihre Kaudalenden weichen nicht so stark auseinander. Ich meine, es handelt sich

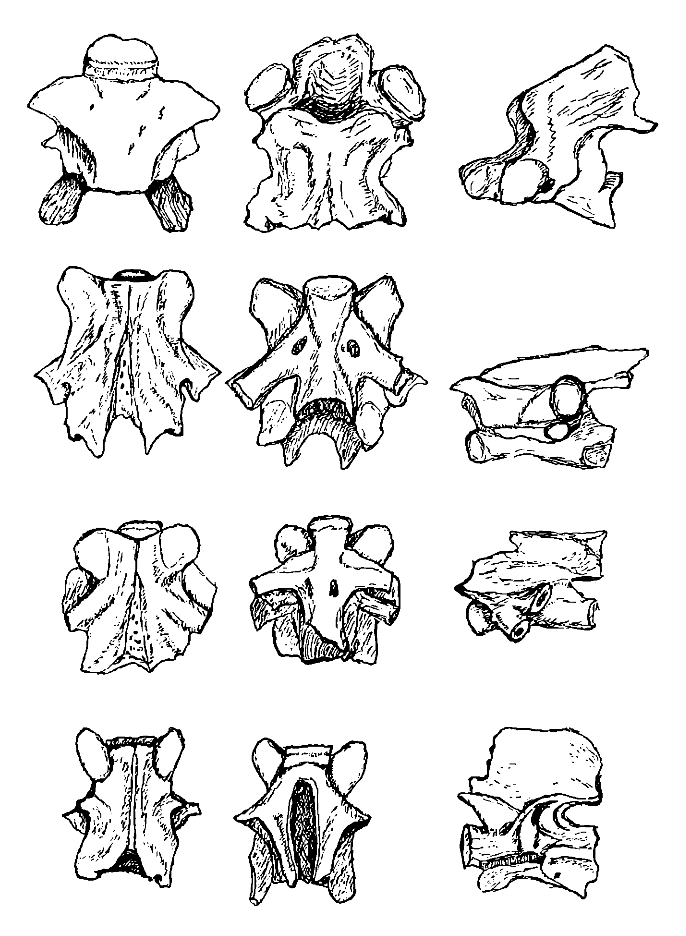


Abb. 6. *Triturus röhrsi* Herre. Obere Reihe: Atlas (Fund Nr. 12, Spalte von Neudorf). Darunter: Rumpfwirbel (Fund Nr. 10, 9, Spalte von Neudorf). Unten: Schwanzwirbelrest (Fund Nr. 11, Spalte von Neudorf). Links: von oben, Mitte: von unten, rechts: seitlich.

dabei um stammesgeschichtlich primitive Kennzeichen. Eine eigene Art ist aufzustellen; sie sei *Triturus röhrsi* nov. spec.[3] genannt.

III. Zusammenfassende Betrachtung der bisher bekannten tertiären Schwanzlurche.

Diesem Fundbericht sei eine Überschau der bisher beschriebenen tertiären Schwanzlurche angefügt, nachdem die vortertiären Reste und die aus ihnen möglichen Schlußfolgerungen im Hinblick auf die Phylogenese der Urodelen schon angegeben wurden. Eine solche Zusammenfassung erscheint auch zur Beurteilung der Neufunde höchst nützlich.

Bei Erörterungen über tertiäre Urodelen Europas ist wohl stets mit dem wissenschaftsgeschichtlich so bemerkenswerten Resten des „Homo diluvii" zu beginnen, denen der berühmt gewordene Vers:

> Betrübtes Beingerüste von einem alten Sünder,
> Erweiche Herz und Sinn der neuen Bosheit Kinder,

gewidmet wurde. Tschudi (1835) erkannte dann, daß es sich um die Reste eines Riesensalamanders aus der stammesgeschichtlich primitiven Unterordnung der *Cryptobranchoidea* handelte. Er bezeichnete diese Art als *Andrias scheuchzeri*. Ich fasse die fossilen Reste aus Europa mit den rezenten Vertretern der Riesensalamander der ostasiatischen Gattung *Megalobatrachus* zusammen. Damit wird die Existenz einer Schwanzlurchgattung — wahrscheinlich sogar Art (Herre 1935) — vom Oligocän (Thenius 1954) bis heute angenommen, was auf die Langzeitlichkeit von Urodelen weist. Zu ähnlichen Erkenntnissen führen weitere Tatsachen: Unter dem von Weigelt bei Walbeck geborgenen paleocänen Fundgut bestimmte ich *Koalliella genzeli* als einen den echten *Trituri* engverwandten Wassermolch. In der eocänen Braunkohle des Geiseltales befand sich eine Art der heute auf Ostasien begrenzten Krokodilmolche der Gattung *Tylototriton*; jüngst beschrieb Frank (1955) die Gattung *Palaeotaricha* aus dem Oligocän Nordamerikas. Die Beispiele, welche alle das hohe erdgeschichtliche Alter von Schwanzlurchgruppen bezeugen, ließen sich mehren. Von dieser Erkenntnis her werden auch eigenartig disjunkte rezente Verbreitungen verständlich.

Doch diese Erwägungen führen dazu, die speziellen Verhältnisse der einzelnen Unterordnungen zu betrachten. Auf Grund ver-

[3] Benannt nach Dr. Manfred Röhrs, Kiel.

gleichend-anatomischer, biologischer und tiergeographischer Daten unterscheidet die moderne Systematik 4 Unterordnungen der Urodelen:

1. *Cryptobranchoidea,* Winkelzahnmolche, 2. *Ambystomatoidea,* Querzahnmolche, 3. *Salamandroidea,* Salamander und Molche, 4. *Plethodontoidea,* lungenlose Salamander.

Die *Cryptobranchoidea* sind als primitiv ausgewiesen. Ihre Wirbel sind tief amphicoel, die Eier werden außerhalb des mütterlichen Körpers befruchtet. Die rezenten Arten dieser Unterordnung leben in Asien, unter ihnen der Riesensalamander *Megalobatrachus japonicus* Temmnick 1837, eine Art dringt bis Osteuropa vor, eine weitere, *Cryptobranchus alleganiensis,* ist auf Nordamerika beschränkt. Schon Tschudi bezeichnete diese Form als Riesensalamander in klein. Die rezente Verbreitung dieser Unterordnung ist also disjunkt. Fossile Formen weiten das Bild; Reste von Riesensalamandern sind bekannt. Sie belegen diese Art vom Oligocän bis Pliocän (Thenius 1954) für Süd- und Westdeutschland, Böhmen und das Wiener Becken. *Andrias scheuchzeri* Tschudi 1837, *Andrias tschudii* v. Meyer 1859, *Andrias bohemicus* Laube 1898 wurden als Arten unterschieden. Eine Überprüfung der Angaben über diese Tiere machte es mir (1935) aber wahrscheinlich, daß es sich nur um verschieden große Vertreter der gleichen Art, um Reste des heutigen Riesensalamanders, handelt. Bemerkenswert ist nun, daß auch aus dem unteren Pliocän von Nebraska der Unterkiefer eines Riesensalamanders als *Plicagnathus matthewi* Cook 1917 beschrieben wurde und Peterson (1925) über pleistocäne *Cryptobranchus*-Reste aus Nordamerika berichtet. Eine ehemals weite Verbreitung der *Cryptobranchoidea* wird damit belegt.

Die *Ambystomatoidea* sind mit Sicherheit auf die *Cryptobranchoidea* zurückzuführen. Die Wirbelkörper sind noch amphicoel, aber die höhere Entwicklung zeichnet sich in einer Ausbildung von Fortsätzen und Wülsten ab. Vor allem am kranialen Ende der Ventralseite sind solche Knochenwülste zu beobachten, die als Hypapophysen bezeichnet werden. Bislang wurden diese Hypapophysen den Hämapophysen der Schwanzwirbel homolog erachtet. Die neuen Studien von Laurinat (1955) lehren jedoch, daß es sich um Gebilde sui generis handelt, die als Muskelansatzstellen für Fortbewegungsbesonderheiten Bedeutung haben. Auch der steile Anstieg des Supradorsale im Dach des Wirbelbogens und seine zweizipfelige Endigung sind Kennzeichen der Ambystomenwirbel (Laurinat 1955). Die Befruchtung ist eine innere. Die Eier werden meist in Klumpen abgelegt.

Rezent sind die *Ambystomatoidea* auf Nordamerika begrenzt; Nordamerika konnte daher als Entstehungs- und Entwicklungszentrum gelten. Es war außerordentlich überraschend, als Urodelenwirbel aus den paleocänen Spaltenfüllungen von Walbeck auf *Ambystomatoidea* bezogen werden mußten: *Wolterstorffiella wiggeri* Herre 1950. Dieser Einzelnachweis eines Axolotlverwandten im europäischen Raum erfährt nun durch *Bargmannia wettsteini* aus der miocänen Spalte am Rande des Wiener Beckens eine höchst bemerkenswerte Erweiterung. Vor allem ist bedeutsam, daß es sich sicher um eine eigene Gattung handelt, die sich von *Wolterstorffiella* stark unterscheidet. Eine hohe Formenmannigfaltigkeit der *Ambystomatoidea* auch in Europa wird damit in hohem Grade wahrscheinlich, und weitere interessante Neufunde sind zu erwarten. Fossile Ambystomen sind aber auch in Nordamerika größte paläontologische Seltenheiten. Die von Cope 1876 aus dem Karbon beschriebenen Formen *Scapherpeton tectum, laticolle, excisum, favosum* sowie *Hemitrypus jordianus* lassen sich wohl zu den *Ambystomatoidea* stellen, ebenso die aus dem Paleocän als *Ambystomichnus montanensis* (Gilmore) bezeichneten Fußspuren (Peabody 1954). Weitere sichere Ambystomen sind aber erst aus dem Pliocän Nordamerikas bekannt! *Plioambystoma kansense* Adams 1929 — sehr gut rekonstruierbar —, ferner die kleine, zartere Art *Lanebatrachus martini* Taylor 1941 und die durch kurze, breite Wirbel gekennzeichnete Form *Ogallalabatrachus horarium* Taylor 1941. Tihen (1955) hat auf Grund neuen Materials wahrscheinlich gemacht, daß *Plioambystoma kansense* eine neotene Form war, die der Gruppe der rezenten *Ambystoma tigrinum* zuzuordnen ist, und betrachtet *Laneobatrachus* und *Ogallabatrachus* als Formen, die möglicherweise auf Tiere des gleichen Verwandtschaftskreises begründet sind. Ein weiterer Vertreter dieses Zweiges der Gattung *Ambystoma* ist *Ambystoma hibbardi* Tihen 1955 aus dem oberen Pliozän von Kansas. Danach müssen nicht nur die Gattung *Ambystoma,* sondern auch ihre Artengruppen bereits im Pliozän ausgebildet gewesen sein. Es ergibt sich damit auch für Ambystomenformen ein Alter, wie es die älteren und neueren Funde für Salamandriden (*Tylototriton, Triturus*) bereits belegt haben, deren erste Vertreter zum Teil noch älter sind.

Die Funde lehren: Die Unterordnung *Ambystomatoidea* hatte früher ein weiteres Verbreitungsgebiet und war artenreicher. Unsicher ist, ob sich diese Unterordnung aus *Cryptobranchoidea* in Nordamerika entwickelte oder ob sie in Europa entstand und bereits Ambystomen nach Nordamerika kamen und dort ihr Ent-

wicklungszentrum fanden, weil eine konkurrenzlosere Entfaltung möglich war. Gerade nach den neuen Funden halte ich diese Denkmöglichkeit für wahrscheinlich.

Die Unterordnung *Salamandroidea* wird auf die *Ambystomatoidea* zurückgeführt, zu ihr ist die Masse der tertiären Schwanzlurche zu stellen. Die Wirbel dieser Unterordnung sind opisthocoel und oft mit komplizierten Neuralcristae als Muskelansatzstellen versehen. Kennzeichnend ist die innere Befruchtung, Einzeleiablage herrscht vor. An die Basis dieser Gruppe werden die Salamander gestellt. Fossil sind sie belegt durch *Megalotriton filholi* Zittel 1890, mindestens doppelt so groß wie heutige Feuersalamander, aus eocän-oligocänen Grenzschichten, ferner die etwas kleinere und schlankere Art *Megalotriton portisi* De Stefano 1903 aus der gleichen Fundschicht. Weit verbreitet und häufig in oligocänen und miocänen Fundstellen Süddeutschlands und nun auch im Wiener Becken ist *Salamandra broilii* Schlosser 1922, annähernd ein Drittel größer als der Feuersalamander. Als miocäne Arten der Gattung *Salamandra* wurden bekannt: *laticeps* Meyer 1858, *sansansiense* Lartet 1839 und *goussardiana* Lartet 1839. Verwandte Formen aus dem Miocän Süddeutschlands sind *Palaeosalamandra kohlitzi* Herre 1949, etwa von der Größe des rezenten Feuersalamanders, und *Palaeosalamandra renschi* Herre 1949, der bedeutend größer wurde. Recht merkwürdige quadratische Urodelenwirbel aus dem Miocän Süddeutschlands vom Salamandertyp wurden als *Voigtiella ludwigi* Herre 1949 bezeichnet. Daß auch diese Art eine weitere Verbreitung hatte, bezeugt ihr Vorkommen im Material am Thebner Kogel am Rande des Wiener Beckens. Diese Funde lehren, daß die als Wurzelgruppe der *Salamandroidea* angesprochenen Salamander in Mitteleuropa während des Tertiärs artenreicher waren. Aber sie blieben europäisch. Der Nachweis fossiler europäischer *Ambystomatoidea* ist für stammesgeschichtliche Erwägungen wichtig, da die *Salamandroidea* auf *Ambystomatoidea* zurückgeführt werden. Dieser Anschluß wird jetzt auch räumlich möglich.

Voigtiella ludwigi Herre 1949 zeigt in höherer Neurapophyse und anderen Merkmalen Anklänge an die Wirbel der Wassermolche. Auch diese sind aus dem Tertiär zahlreich bekannt. Bemerkenswert für das Alter der Gattungen ist, daß einige fossile Arten als echte *Trituri* anzusprechen sind. Beschrieben wurden bisher aus dem Miocän Westeuropas *Triturus sansansiense* (Lartet) 1839, *Triturus lacasianum* (Lartet) 1839, *Triturus opalinus* (Meyer) 1851, aus Süddeutschland *Triturus wintershofi* Lunau 1949, ein dem rezenten Bergmolch verwandter Bergbachbewohner, ferner

Triturus schnaitheimi Herre u. Lunau 1950, dem rezenten *Triturus boscai* aus Spanien ähnlich. Der neue *Triturus röhrsi* vom Rande des Wiener Beckens ist eine noch kleinere Art, besonders interessant, weil sie an den rezenten *Triturus italicus* anklingt. Eng verwandt untereinander sind *Heteroclitotriton zitteli* De Stefano 1903 von der Eocän-Oligocän-Grenze sowie die miocänen *Brachycormus noachicus* (Goldfuß) 1831, *Archaeotriton menzeli* Laube 1898 und *Archaeotriton basalticus* Meyer 1859. Der größere Artenreichtum auch der Wassermolche in erdgeschichtlicher Vergangenheit ist gesichert, die Ableitung vom Salamanderstamm durch *Voigtiella ludwigi* nach den Erkenntnissen auf Grund des neuen Materials vom Wiener Becken wahrscheinlich.

Im östlichen Nordamerika sind Wassermolche durch die Gattung *Notophthalmus* vertreten, die sich durch eine eigenartige Hochzeitsbiologie als hochentwickelt erweist. Auch der Schädelbau läßt diese Auffassung zu. Der Schädel hat einen mächtigen Stirnschläfenbogen und kräftige Paroccipitalecken, Eigenarten, welche sich bei europäischen Wassermolchen bereits andeuten. Danach war eine Zurückführung dieser nordamerikanischen Molche auf europäische Gattungen geboten, die räumliche Entfernung bot jedoch zu zurückhaltenden Bedenken Anlaß. Es war daher wesentlich, daß *Oligosemia spinosa* Navas 1922 aus dem Oligocän Spaniens als enger Verwandter der rezenten Gattung *Notophthalmus* erkannt wurde. Die Gattung *Oligosemia* erwies sich als artenreich in Europa: in der miocänen Braunkohle von Orsberg fand ich (Herre 1949) 2 verschieden große Formen, den etwa 5 cm langen *Oligosemia gerhardti* und den etwa 6,5 cm langen *Oligosemia ankeli* mit einem gestreckteren Schädel.

Der Westen Nordamerikas wird von der Gattung *Taricha* bewohnt, deren generische Selbständigkeit sich schon aus ihrer eigenartigen Hochzeitsbiologie ergibt (Herre 1934). Ich machte darauf aufmerksam (Herre 1939), daß schon das heutige Verbreitungsgebiet auf ein hohes erdgeschichtliches Alter der Gattung weist. Es ist nun höchst bedeutsam, daß diese Auffassung durch den neuen Nachweis einer neuen fossilen Gattung, *Palaeotaricha*. durch Frank (1955) aus dem Oligocän von Oregon eine Stütze findet.

Vergleichend-anatomische Befunde gestatten die Ableitung verschiedener weiterer Molchgattungen aus dem Salamanderstamm. Diese Formen haben Schädel mit ziemlich kleinen, kaudal gerundeten Gehörblasen und mächtigen Stirnschläfenbogen, ihre Rippen sind distal deutlich gegabelt. Als europäischer Vertreter dieser Gruppe ist der Rippenmolch *Pleurodeles waltl* zu nennen,

dessen rezentes Hauptverbreitungsgebiet in Spanien liegt. Der Wirbelbau ist recht einfach (Laurinat 1955). Daß es sich aber um eine alte Gattung handelt, ergibt sich schon aus der rezenten Verbreitung ihrer Arten. *Pleurodeles waltl, poireti* und *hagenmülleri* drangen als einzige Schwanzlurche nach Afrika vor (Braestrup 1947). Das muß im Miocän geschehen sein, als Südspanien noch mit Afrika verbunden war, die Straße von Gibraltar ist pliocänen Alters. Aber da im Miocän quer durch Spanien ein Meeresarm zog, ist wohl ein noch höheres Alter anzunehmen, da sie auch in Nordspanien häufig sind. Rippenmolche sind sogar bis Mitteleuropa verbreitet gewesen, denn aus dem Obermiocän des Randecker Maares wurde mir ein fossiler Schwanzlurch vorgelegt, der den rezenten Rippenmolchen eng verwandt ist. Ich (Herre 1941) bezeichnete ihn als *Palaeopleurodeles hauffi*.

Die nächsten Verwandten der rezenten europäisch-afrikanischen Rippenmolche sind die eigenartigen ostasiatischen Krokodilmolche der Gattung *Tylototriton*, die bei ähnlichem Schädelbau derbere Stirnschläfenbogen und höhere Neuralcristae mit mächtigen dorsalen Verbreiterungen besitzen, sowie die auf Italien begrenzte Gattung *Salamandrina* mit eigenartiger Hochzeitsbiologie. Zunächst ist hervorzuheben, daß sich im Miocän Süddeutschlands Wirbel fanden, die als Übergang zwischen *Pleurodeles* und *Tylototriton* zu deuten sind: sie haben höhere Neurapophysen als *Pleurodeles*, sind aber nur kaudal durch eine Knochenplatte gekrönt. Ich habe (1949) diese Wirbel als *Grippiella mohrae* bezeichnet. Im Miocän Süddeutschlands finden sich weitere Wirbel, die sich gestaltlich in eine Reihe von *Pleurodeles* zu *Tylototriton* einordnen lassen: ich habe diese 1949 in der Gattung *Tischleriella* vereint. *Tischleriella buddenbrocki* ist eine kleine Art, *Tischleriella remanei* erreichte eine größere Länge als *Salamandra*, zwischen ihnen steht *Tischleriella langi*, deren Wirbel sich durch breite Knochenplatten auszeichneten. Über diesen Platten lagerten mächtige Hautdrüsen (Eber 1954). Noch größere Knochenplatten hatten die echten Tylototritonen. Es handelt sich um eine sehr alte Gattung; aus der eocänen Braunkohle Mitteldeutschlands stammt der um 6 cm lange *Tylototriton weigelti* Herre 1935. *Tylototriton primigenius* Noble 1928 ist eine etwas größere Form aus dem Miocän Süddeutschlands, und als einer der kleinsten Urodelen überhaupt ist der nur 4 cm lange *Tylototriton kosswigi* Herre 1949 aus der miocänen Braunkohle von Orsberg anzusehen. In die Nähe dieser Gruppe, wohl noch höher entwickelt, gehört *Chelotriton paradoxus* Pomel 1853, der ganz gewaltige Knochenplatten auf seinen Neuralcristae entwickelte, ebenfalls aus dem Miocän

Westeuropas bis Süddeutschlands. Ferner gehören in diesen Verwandtschaftskreis *Heliarchon furcillatus* Meyer 1864 und *Polysemia ogygia* Goldfuß 1831, beide aus dem Miocän. Von der letzten rezent bekannten Gattung *Salamandrina* wurde ein miocäner Verwandter *Palaeosalamandrina dehmi* Herre 1949 beschrieben.

Unter den rezenten Schwanzlurchen nimmt der Grottenolm *Proteus anguineus* aus den Höhlen der Ostalpen und angrenzenden Gebieten eine ungeklärte systematische Stellung ein. Als sein nächster Verwandter gilt der Furchenmolch *Necturus maculosus* aus Nordamerika. Ich halte den Olm für einen einseitig angepaßten höheren Vertreter der *Salamandroidea,* der im Tertiär freilebende, neotene Verwandte besaß, und zwar den eocänen *Palaeoproteus klatti* Herre 1935 aus der Braunkohle des Geiseltales und die miocänen Arten *Orthophyia longa* Meyer 1845 und *O. solida* Meyer 1853. Unsicher ist die systematische Einordnung von *Batrachosauroides dissimulans* Taylor u. Hesse 1943 aus dem Miocän von Texas.

Es bleibt als letzte Unterordnung jene der *Plethodontoidea,* welche die eigenartigen, zum Teil sehr hoch spezialisierten lungenlosen Arten Amerikas umfaßt; nur eine Art kommt in Südeuropa vor. v. Wahlert hat jüngst eine schöne Übersicht über diese Schwanzlurche gegeben. Die *Plethodontoidea* werden heute auch meist auf salamanderähnliche Vorfahren, also eine im wesentlichen europäische Gruppe, zurückgeführt. Neuerdings vertrat nun Laurent (1947) die Meinung, welcher auch Laurinat (1955) zuneigt, daß sich die *Plethodontoidea* aus *Ambystomatoidea* entwickelten. Die tiergeographischen Daten sprechen mehr für die neuere Auffassung. Aber es gibt paläontologische Hinweise, nach denen auch die *Plethodontoidea* in Europa einst artenreicher waren. Aus dem Paleocän von Walbeck beschrieb ich *Geyeriella mertensi* Herre 1950 und deutete ihn als primitiven Plethodontier. Die auf kleine, zarte, amphicoele Wirbel gegründete miocäne Art *Dehmiella schindewolfi* Herre u. Lunau 1950 fassen wir als echten Plethodontier auf.

Unsicher ist auch die systematische Stellung der Armmolche, der Gattung Siren Linnaeus 1766 und ihrer Verwandten. Auf Grund biologischer Eigenarten hält die moderne Systematik eine Verwandtschaft mit den Plethodontiern für möglich. Auch von solchen Formen wurden jüngst fossile Reste bekannt. Goin und Auffenberg (1955) beschrieben aus dem Pleistocän von Florida neben Resten von *Siren lacertina* Linnaeus 1766 als neue Art *Pseudobranchus robustus*; im Pliocän von Florida wurden von ihnen als weitere neue Arten *Siren simpsoni* und *Pseudobranchus*

vetustus sowie im Miocän des gleichen Gebietes *Siren hesberna* entdeckt. Zunächst wird damit auch für diese Gruppe ein hohes erdgeschichtliches Alter belegt. Von Interesse ist aber auch, daß *Pseudobranchus vetustus* der Gattung Siren mehr ähnelt als irgendeine andere Form des Genus. Dies wird als Hinweis darauf angesehen, daß Pseudobranchus nicht lange vor dem Pliocän sich von Siren trennte.

Dieser Bericht über alle bisher bekannten Schwanzlurchreste veranschaulicht zunächst die entscheidende Ausweitung des Wissens in den letzten Jahrzehnten. Die neuen Funde belegen das hohe Alter der einzelnen Schwanzlurchgruppen, was mit den noch mageren Resten über das hohe erdgeschichtliche Alter auch der Gesamtgruppe in Einklang steht. Überraschend ist nicht nur die hohe Artenfülle, welche die Urodelen einst zeigten, sondern die Weite des ehemaligen Verbreitungsgebietes der Gruppen. Heute auf andere Kontinente begrenzte Unterordnungen, wie die *Ambystomatoidea,* kamen, wie die Wiener Neufunde lehren, noch im Tertiär in Europa vor. Wird die vergleichend-anatomisch begründete Auffassung berücksichtigt, wonach die vorwiegend ostasiatischen *Cryptobranchoidea* und die nearktischen *Ambystomatoidea* näher verwandt sind, so weisen schon die tiergeographischen Daten darauf hin, daß die Ausbreitung nicht über eine der Behringstraße ähnliche Verbindungsbrücke vor sich ging, sondern sich über Europa erstreckte. Dafür bringen die neuen Fossilien die Bestätigung. Europa erweist sich als ein Gebiet mit einst außerordentlicher Vielfalt von Schwanzlurchen. Es bleibt zu klären, ob dies darauf zurückzuführen ist, daß hier ein Entstehungsmittelpunkt lag, oder ob dafür nur eine bessere paläontologische Durchforschung die Ursache ist. Nach der Fülle der bisher getätigten Funde kann vielleicht der Hoffnung Ausdruck gegeben werden, daß weitere Ergebnisse der Paläontologie Europas auch das wichtige Problem der Monophylie oder Polyphylie der Amphibien klären helfen.

Noch in anderer Hinsicht sind die bisherigen Fossilfunde wichtig. Immer wieder bestätigen sie die auf Grund vergleichender Betrachtung rezenter Schwanzlurche gewonnene Auffassung, daß wenig verknöcherte Formen primitiv sind und sich höher entwickelte Salamandriden durch mächtige Verknöcherungen auszeichnen. Diese stammesgeschichtliche Entwicklungstendenz wird innerhalb der *Salamandroidea* besonders anschaulich. Es ist daher wohl nicht gerechtfertigt, bei Urodelen von „phyletic drift towards skeletal degeneracy" (Romer 1947) zu sprechen oder zu meinen, die Urodelen seien „in ihrem Knochenbau weitgehend degeneriert"

(Remane 1954). Solche Meinungen wären nur berechtigt, wenn die Herkunft der Urodelen von Stegocephalen erwiesen wäre. Das ist aber nicht der Fall, sondern die Abstammung der Urodelen ist durchaus noch in Dunkel gehüllt.

IV. Zusammenfassung.

Aus einer miocänen Spaltenfüllung vom Rande des Wiener Beckens werden Urodelenreste beschrieben, die sich auf vier Arten verteilen: 1. Den Verwandten des rezenten Feuersalamanders, *Salamandra broilii* Schlosser. 2. *Voigtiella ludwigi* Herre, eine Übergangsform zwischen Salamandern und Wassermolchen. 3. Eine höchst bemerkenswerte neue Art *Barymannia wettsteini* nov. gen. nov. spec., die einen echten Ambystomen auf europäischem Gebiet belegt. 4. Einen kleinen neuen Wassermolch, *Triturus röhrsi* nov. spec. Im Rahmen einer Übersicht über die bisher bekannten fossilen Urodelen wird die Bedeutung der Neufunde aufgezeigt und Fragen zum Problem der Poly- oder Monophylie der Amphibien angeschnitten.

V. Literaturverzeichnis.

Bolkay, St. J. (1928): Die Schädel der Salamandrinen mit besonderer Rücksicht auf ihre systematische Bedeutung. Z. Anat. 86.

Braestrup, F. W. (1947): Remarks on Faunal exchange through the Sahara. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren., Bd. 110.

Brunner, G. (1954): Das Fuchsloch bei Siegmannsbrunn (Oberfr.). Neues Jahrb. Geol. u. Palaeont. 100.

Eber, G. (1954): Über die Morphologie von Hautdrüsenansammlungen bei Salamandriden. Zool. Anz. Bd. 152, H. 7/8.

Frank, R. v. (1955): Palaeotaricha oligocenica, new genus and species, an oligocene Salamander from Oregon. Breviora. Museum of Comp. Zool. Cambridge, Mass. 45.

Goin, C. J. u. Auffenberg, W. (1955): The fossils Salamanders of the family Sirenidae. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge Mass.

Herre, W. (1934): Die systematische Stellung von Taricha torosa Echholtz. Bl. Aqu. u. Terr. Kde. 45.

— (1935): Die Schwanzlurche der mitteleocänen (oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluß der fossilen Formen. Zoologica (Stuttgart), H. 87.

— (1935 a): Über Oligosemia spinosa Navas, einen fossilen Schwanzlurch aus dem spanischen Tertiär. Palaeontol. Z. 17.

— (1939): Studien an asiatischen und nordamerikanischen Salamandriden. Abh. u. Ber. Mus. Naturkde. Magdeburg 7.

— (1941): Palaeopleurodeles hauffi nov. gen. nov. spec., ein fossiler Schwanzlurch aus dem Miocän Süddeutschlands. Zool. Anz. 134.

— (1949): Neue Tatsachen zur Stammesgeschichte der Schwanzlurche. Zool. Jahrb. Abt. System., Ökol. u. Geogr. 78.

Herre, W. (1950): Der derzeitige Stand unseres Wissens über die fossilen Urodelen, zugleich einige kritische Bemerkungen über Boomgardia salamandriformis v. Huene. Neues Jahrb. Geol. u. Palaeontol., H. 1.
— (1950 a): Schwanzlurche aus dem Paleocän von Walbeck. Zool. Anz. Suppl. Bd. 15.
— (1951): Tierwelt und Eiszeit. Biologia generalis 19.
— (1952): Beiträge zur Kenntnis des Sexualdimorphismus einiger Salamandriden. Zool. Anz. Bd. 148.
Herre, W. u. Lunau, H. (1950): Neue fossile Schwanzlurche aus dem Burdigalium. Neues Jahrb. Geol. u. Palaeontol. Monatshefte, H. 8.
Huene, F. v. (1947): Ein echter Urodele aus dem unteren Dogger. N. Jahrb. Mineralogie, Monatshefte B.
Laurent, R. (1947): La disposition des dents vomériennes chez les Urodèles supérieurs et son importance phylogénétique. Bull. Mus. Hist. natur. Belgique 23.
Laurinat, M.-J. (1955): Studien zur Entwicklung und Gestalt der Urodelenwirbel. Diss. Kiel.
Lunau, H. (1950): Ein neuer fossiler Wassermolch der Gattung Triturus aus dem Miocän Süddeutschlands. Verh. Dtschr. Zool. Mainz 1949, Leipzig.
Moodie, R. L. (1916): The coal measure amphibia of north America. Carnegie Inst. Washington. Publ. 238.
Peabody, F. B. (1954): Trackways of an ambystomid salamander from the Paleocene of Montana. J. Palaeontol. 28 (1).
Remane, A. (1954): Die Geschichte der Tiere in Heberer: Die Evolution der Organismen. 2. Aufl., Stuttgart.
Romer, H. A. (1947): Vertebrate Palaeontology. Chicago Ill.
Taylor, E. H. (1941): Extinct toads and salamanders from middle pliocene beds of Wallace and Sherman counties, Kansas. Univ. of Kansas Publ. State Geol. Survey of Kansas, Bull. 38.
Taylor, E. H. u. Hesse, C. J. (1943): A new salamander from the upper miocene beds of San Jacinto county, Texas. American J. of Science 241.
Thenius, E. (1954): Über das Vorkommen von Riesensalamandern (Cryptobranchidae, Amphibia) im Unterpliocän des Wiener Beckens. Palaeontol. Z. 28.
Tihen, J. A. (1955): A new Pliocene Species of Ambystoma with remarks on other fossil Ambystomids. Contr. Mus. Paleontol. Univ. Michigan 12.
Wahlert, G. v. (1952): Verlauf und Wesen der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Schwanzlurche. Verh. Dtschr. Zool.
— (im Druck): Biogeographische und ökologische Tatsachen zur Phylogenie amerikanischer Schwanzlurche.
Wolterstorff, W. u. Herre, W. (1935): Die Gattungen der Wassermolche der Familie Salamandridae. Arch. Naturgesch. N. F. Bd. 4.